

Beiträge zur Systematik der Acanthaceen.

Von

G. Lindau.

Mit Tafel I u. II und 2 Holzschnitten.

Gedruckt im September 1893.

I. Allgemeiner Teil.

In seiner Abhandlung: »Über den systematischen Wert der Pollenbeschaffenheit bei den Acanthaceen«¹⁾ hat RADLKOER bereits ausführlich auf die große Bedeutung hingewiesen, welche die Form und die Gestalt des Pollens für die systematische Gliederung der Acanthaceen haben. Obwohl ihm nur etwa zwei Drittel der damals bekannten Gattungen zu Gebote standen, konnte er doch bereits ganz bestimmte Grundsätze aufstellen und wertvolle Winke geben, wie ein späterer Beobachter mit reichlicherem Material vorzugehen habe. Als ich daher im vorigen Jahre für ENGLER-PRANTL'S »Natürliche Pflanzenfamilien« die Bearbeitung der Acanthaceen übernahm, da stand mir sofort der Plan fest, jene älteren RADLKOER'schen Untersuchungen zu wiederholen und auf breiterem Material zu vervollständigen und zu erweitern. Die Resultate meiner Beobachtungen übergebe ich in der vorliegenden Arbeit der Öffentlichkeit, allerdings nur insoweit, als sie sich auf die Gattungen und ihre Abgrenzung von einander beziehen; in Bezug auf die Arten verweise ich auf die später erscheinende Bearbeitung in den »Natürlichen Pflanzenfamilien«.

Bevor ich auf die Pollenformen der einzelnen Abteilungen der Acanthaceen näher eingehe, will ich mit wenigen Worten die Methodik der Unter-

1) Sitzungsber. d. math. phys. Cl. d. k. bayr. Akad. d. Wiss. XIII. Heft II. 1883. Hier ist auch die übrige Litteratur zu sehen. Von dort noch nicht citierten Arbeiten sind zu nennen: FISCHER, Beiträge zur vergleichenden Morphologie der Pollenkörner, Breslau, Inaug.-Diss., hierin einige brauchbare Abbildungen, und EDGEWORTH, Pollen, London 1877, der eine Menge Abbildungen giebt, die aber sämtlich entweder ungenau oder falsch sind.

suchung schildern. Ich nahm eine reife, aufgekochte Anthere und quetschte sie mit der Nadel in einem Tröpfchen Wasser auf dem Objectträger aus. Die Pollenkörner zeigten dann bei mäßig starker Vergrößerung (Leitz Oc. I, Obj. VII) meist keine deutlich erkennbare Sculptur. Diese trat aber sofort aufs schärfste und deutlichste hervor, sobald ich Chloralhydratlösung in der von A. MEYER angegebenen Concentration (Chloralh. : Wasser = 5 : 2) zufließen ließ. Durch Drücken und Verschieben des Deckglases ließen sich die Körner dann von allen Seiten betrachten. In Chloralhydrat quellen sie etwas und werden ganz durchsichtig; Glycerinzusatz lässt sie ihre ursprüngliche Form wieder annehmen, ohne dass die Durchsichtigkeit und Deutlichkeit der Sculptur sich wesentlich verringern. Messungen können deshalb an Glycerinpräparaten ohne Gefahr vorgenommen werden, wenn man es nicht vorzieht, die Körner vor dem Chloralhydratzusatz einer Messung zu unterwerfen. Häufig dehnt sich der Plasmahalt des Kornes im Chloralhydrat so stark aus, dass er zu den Keimporen wie ein kleiner Keimschlauch austritt; die Poren werden dadurch sehr deutlich gemacht (vergl. die Figuren, wo häufig der Porus auf diese Weise deutlich gemacht ist).

Wenn es nur darauf ankommt, schnell die Zugehörigkeit einer Pflanze zu einer bestimmten Gattung zu constatieren, so genügt es vollständig, eine trockene Anthere in Chloralhydrat zu zerdrücken; die Pollenkörner sind dann schon in kurzer Zeit so aufgehellt, dass alle Verhältnisse mit erwünschter Deutlichkeit hervortreten ¹⁾).

Obgleich RADLKOEFER bereits eine genauere Beschreibung der einzelnen Formen der Pollenkörner gegeben und dieselben benannt hat, so halte ich es doch für zweckmäßig, hier die Definition der einzelnen Gestalten zu wiederholen, zumal ich von RADLKOEFER in einzelnen, allerdings mehr untergeordneten Punkten abweiche.

Der einfache runde Pollen mit mehreren Poren ist verhältnismäßig selten und findet sich in den verschiedensten Abteilungen als Ausnahme vor (Fig. 4, 5, 6, 59 etc.) ²⁾).

1) Überhaupt kann bei anatomischer Untersuchung trockener Pflanzenteile die Anwendung des Chloralhydrats nicht genug empfohlen werden. Das Auswaschen der Schnitte, um sie später mit anderen Reagentien behandeln zu können, fällt weg, da Chloralhydrat sich mit fast allen gebräuchlichen Reagentien mischt, während dies bei Kali und Eau de Javelle nicht in so ausgedehntem Maße der Fall ist, davon noch ganz abgesehen, dass diese die Schnitte nicht so gut aufhellen oder die Gewebe allzu sehr verändern. Für frische Pflanzen ist Chloralhydrat ebenfalls sehr empfehlenswert, doch kann man hier häufiger mit schwächeren Lösungen arbeiten und muss überhaupt vorsichtiger sein, da Collenchym zum Beispiel fast augenblicklich bis zur Unkenntlichkeit verquillt; dagegen ist es bei Holz und Stammspitzen immer anwendbar. Zum Vergleiche habe ich natürlich bei den Pollenkörnern die Beobachtung in Luft, die Behandlung mit Schwefelsäure etc. herangezogen, ohne dass sich dabei aber etwas anderes ergeben hätte, als ich mit der soeben geschilderten Methode sah.

2) Ich citiere die Figuren der Tafeln mit einfachen Nummern, die der Holzschnitte mit der Nummer und einem großen lateinischen Buchstaben.

Dasselbe ist mit dem Stachelpollen der Fall. Derselbe besitzt immer annähernd kuglige Form, ist mit vielen stumpflichen, mehr oder weniger langen Höckern besetzt und hat 3, 4 oder viele Poren (Fig. 88, Fig. 2 A).

Von sehr einfacher Structur erscheint der Schalenpollen RADLKOFER's, den ich lieber als Spaltenpollen bezeichnen möchte. In der einfachsten

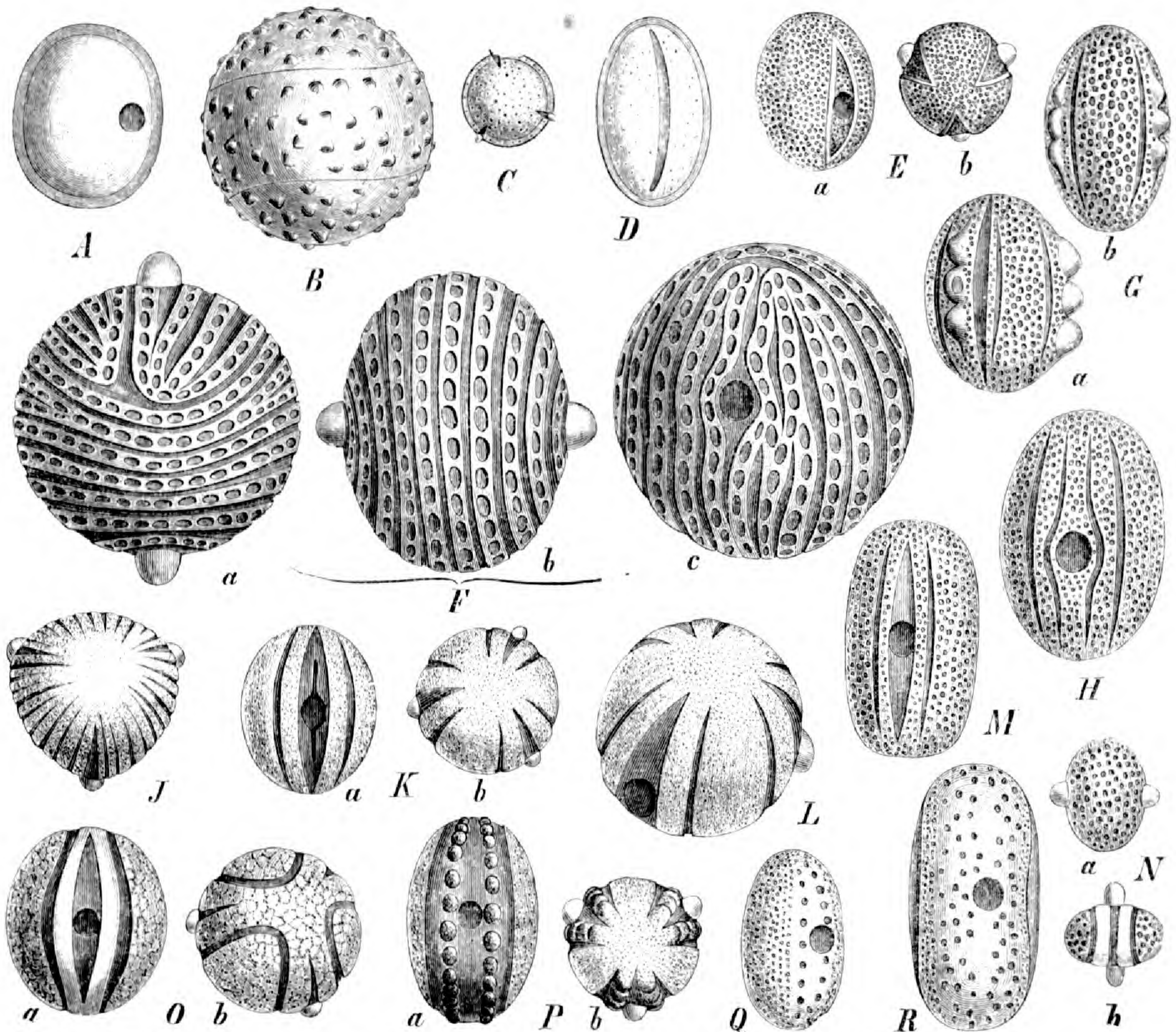


Fig. 4. $\frac{330}{1}$. a von der Seite, b u. c von oben. A. *Whitfieldia lateritia* Hook. B. *Thunbergia fasciculata* Lindau. C. *Nelsonia brunelloides* (Lam.) O. Ktze. D. *Acanthopsis disperma* Harv. E. *Andrographis paniculata* (Burm.) Nees. F. *Sanchezia oblonga* R. et Pav. G. *Petalidium barlerioides* (Roth) Nees. H. *Paulowilhelmia speciosa* Hochst. J. *Chaetacanthus setiger* (Pers.) Lindau. K. *Drejera boliviensis* Nees. L. *Odontonema barlerioides* (Nees) O. Ktze. M. *Dicliptera Pohliana* Nees. N. *Rhaphidospora cordata* (Hochst.) Nees. O. *Pachystachys lutea* (R. et Pav.) Nees. P. *Himantochilus sessiliflorus* T. And. Q. *Justiciae* spec. R. *Jacobinia aurea* (Schlecht.) Bth.

Form tritt er bei den Acantheen auf; ellipsoidisch, glatt oder mit kleinen Grübchen und 3 nicht ganz bis zu den Polen reichenden Längsspalten. Von Keimporen ist hier nichts zu sehen, sondern der Pollenschlauch kommt durch die Spalten zum Vorschein. Ganz ähnlich bei *Thomandersia*, wo

4—6 Spalten vorhanden sind und das glatte Korn von den Polen her linsenförmig zusammengedrückt ist. Auch sonst ist diese Form ziemlich häufig, so besitzen die Aphelandreen und *Pseuderanthemum* ähnlichen Pollen wie die Acantheen. In diese Kategorie gehören auch weitere Formen, wie der Pollen von *Berginia*, welcher je 2 kurze Spalten, welche die 3 Keimporen umschließen, besitzt. Und aus diesem Grunde, ohne auf die Lage der Poren in Bezug auf die Spalten Rücksicht zu nehmen, ziehe ich auch den Namen Spaltenpollen dem von RADLKOFEK gegebenen vor. Man kann deshalb auch eine Form, welche namentlich den Nelsonieen eigen ist und vereinzelt auch sonst z. B. bei *Blechnum* auftritt und die RADLKOFEK als Faltenpollen bezeichnet hat, hierher rechnen; bei ihr liegen in den tiefen (meist 3) Falten die 3 Keimporen verborgen. Ich rechne ferner hierher den kammradförmigen Pollen von *Meyenia* (Fig. 2 H), der an jedem Zahn (6—8) eine Längsspalte besitzt.

Wenn die Spalten nicht mehr der Längsachse des Kornes parallel gehen, sondern dasselbe in Spiralwindungen umziehen, so dass das Korn mit einem breiten Spiralband umwickelt erscheint, so haben wir den Furchenpollen, wie er bei den Thunbergioideen die Regel ist.

Wenn beim Spaltenpollen die Längsspalten zahlreicher werden, so bekommen wir den Rippenpollen, meist mit 3 Poren, welche äquatorial in gleichen Abständen auf oder zwischen den Rippen liegen. Die Sculpturierung der Rippen ist sehr mannigfach, glatt oder grubig oder mit beinahe wabenartigen, unregelmäßigen Erhöhungen. Am typischsten finden wir diese Form bei den Strobilantheen. Die Trichanthereen zeigen ähnliche, aber viel compliciertere Verhältnisse. Der Pollen ist hier etwas flach linsenförmig mit stumpfer Kante und je einer Pore in der Mitte der Breitseite zwischen den Rippen; eine größere Anzahl Poren, die dann am Rande stehen würden, ist nur selten vorhanden. Um die stumpfe Kante ziehen sich mehrere Parallelrippen, an welche sich mit mannigfacher Verzweigung ein System von Rippen anschließt, welches die beiden Breitseiten bedeckt und zwar so, dass die Richtungen der Rippen sich kreuzen (cfr. Fig. 8 a, b, c und Fig. 4 F, a, b, c).

Eine weitere Modification, die wohl, wie schon RADLKOFEK angiebt, als Übergangsform aufzufassen ist, stellt der Pollen der Petalidieen dar. Die 3 Poren, sind auf jeder Seite von 2 Spalten umgeben, sodass im Ganzen 12 Rippen entstehen, von denen 9 schmal und 3 viel breiter sind; die Poren liegen auf 3 schmalen Rippen und sind von einem wallartigen Wulst umgeben, der nach den Polen hin von einem beiderseits auf derselben Rippe liegenden etwa gleich hohen Höcker durch eine Senkung getrennt ist. Ein grundsätzlicher Unterschied zwischen dem Rippen- und dem gleich zu betrachtenden Spangenpollen ist eigentlich nicht vorhanden, höchstens dass letzterer eine geringere Zahl verschieden breiter Rippen besitzt, und die Poren immer zwischen den Rippen liegen.

Der Spangepollen zeigt meist 6 schmale und 3 breitere, in den Polen breit zusammenhängende Streifen, die meist grubig auf der Oberfläche sind. Die 3 Poren liegen, wie schon gesagt, in den Spalten in gleichen Abständen. Diese Pollenform ist eine der häufigsten und charakterisiert die große Gruppe der Odontonemeen. Gerade hier zeigt der Pollen eine ermüdende Einförmigkeit.

Wenn jetzt nur die 6 schmalen Streifen in den Polen noch zusammenhängen und sich die 3 breiteren als getrennte Schalenstücke wie in einen Rahmen hineinpassen, so erhalten wir den Rahmenpollen, der die Asystasien und Graptophylleen auszeichnet.

Als eine nach einer andern Richtung hin modifizierte Form des Spaltenpollens stellt sich der Daubenpollen der Andrographideen dar. Denken

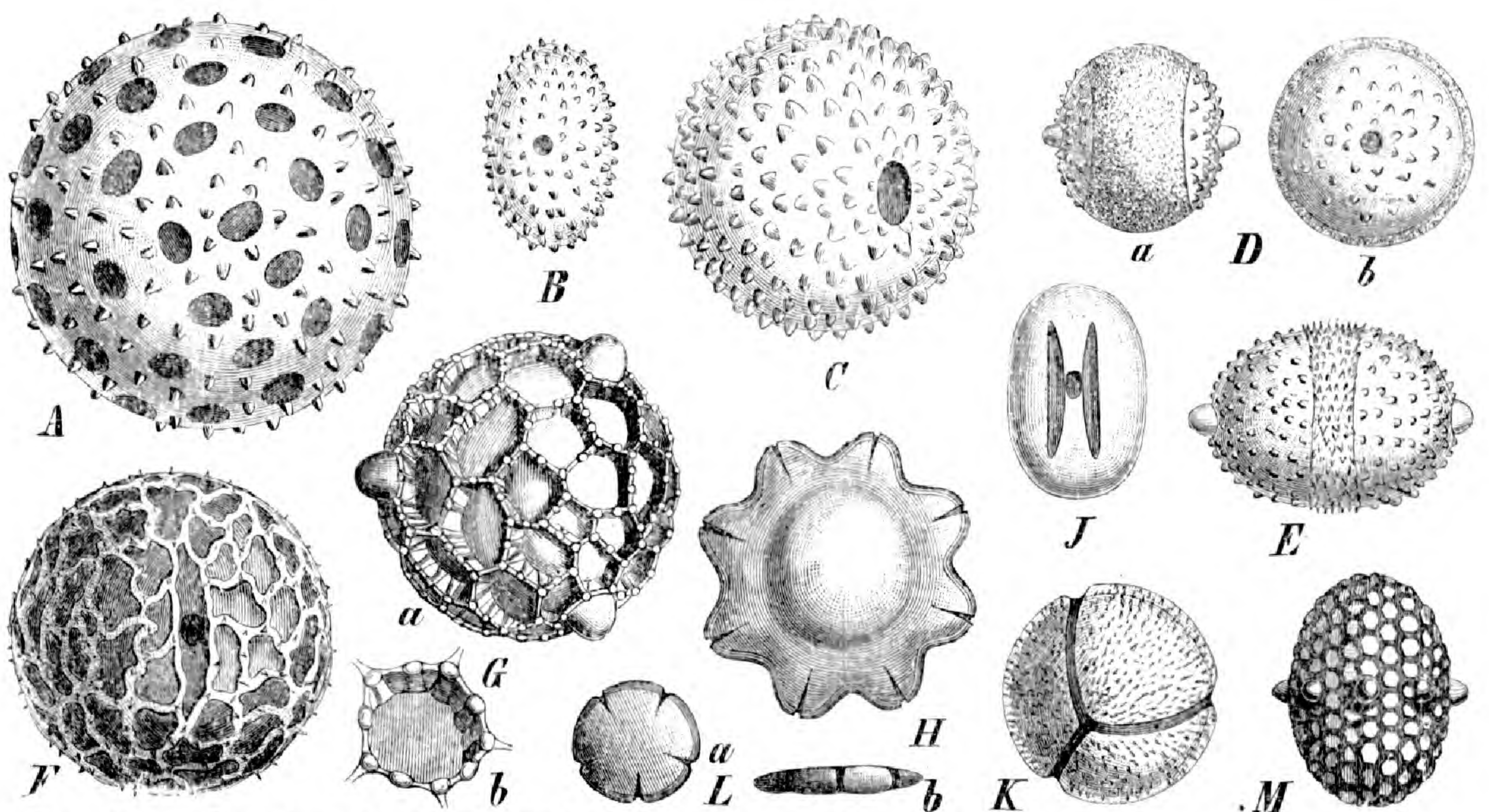


Fig. 2. Außer A u. G, b alle Bilder $\frac{330}{1}$. a von der Seite, b von oben. A $\frac{220}{1}$. *Louleridium Donnell-Smithii* Wats. B. *Porphyrocoma Pohliana* (Nees) Lindau. C. *Pseudostenosiphonium viscosum* (Nees) Lindau. D. *Oreacanthus Mannii* Benth. E. *Stenostephanus lasiostachys* Nees. F. *Boutonia cuspidata* (DC.) O. Ktze. G. *Satanocrater fellatensis* Schwf.; b eine Wabe von oben $\frac{660}{1}$. H. *Meyenia Hawtynii* (Wall.) Nees. J. *Berginia virgata* Harv. K. *Blechnum Brownii* (Sw.) Juss. L. *Thomandersia laurifolia* (T. And.) Baill. M. *Poikilacanthus Tweedianus* (Nees) Lindau.

wir uns in die breiter werdenden Spalten des Acantheenpollens noch besondere, an beiden Enden zugespitzte Exinestücke eingesetzt und auf diesen die Poren liegend, so giebt uns dies eine Vorstellung von dieser Form (Fig. 47, 48).

Ferner sei noch der Wabenpollen erwähnt, der auf seiner Oberfläche netzartig verlaufende Leisten besitzt, welche zu Polygonen (meist 5- oder 6-eckig) zusammenschließen. Diese dünnen Membranleisten sind meist noch durch stärkere Cellulosebalken ausgesteift, welche in den Ecken oft noch als Höcker hervorragen (Fig. 2 G). Die Poren (meist 3) liegen in glatten kurzen

Längsspalten. Dies ist die typische Form bei den Ruellieen. Die Barlerieen besitzen ebenfalls Wabenpollen, doch die Körner sind hier gewöhnlich nicht rund, sondern ellipsoidisch, oft in 3 flügelartige Anhänge ausgezogen, oder die Wabenleisten sehr niedrig und oft bloß durch Höckerchen angedeutet.

Besonderes Interesse bietet der Knötchenpollen, unter welchem Namen ich denjenigen der Justicieen verstehe, den RADLKOFFER teils mit diesem, teils mit dem Namen »glatter Dosenpollen« bezeichnet. Das Gemeinsame dieser Formen ist, dass die 2 oder 3 Poren des ellipsoidischen Kornes auf glatten Längsstreifen liegen, welche beiderseits von 1—3 Reihen von Knötchen eingefasst werden. Nach den Seiten gehen in den meisten Fällen die Knötchen in die grubig vertieften Zwischenstücke der Exine über. Dieser Knötchenpollen kommt nur den Justicieen zu. Bisweilen sind die Knötchen schwer zu sehen, zumal bei den Justicieen der Pollen meist außerordentlich klein, 15—25 μ im Längsdurchmesser, ist. Indessen sind die Erhöhungen nach Aufhellung mit Chloralhydrat bei einiger Übung stets deutlich. Die Anzahl der Poren wechselt, die Regel sind zwei, doch kommen oft drei vor. Bisweilen liegen die Knötchen auf etwas vorragenden Rippen, so dass ein Übergang zum Spangepollen erscheint.

Endlich will ich noch als Gürtelpollen diejenige Form benennen, welche den *Isoglossinae* eigen ist und von RADLKOFFER mit unter dem Dosenpollen aufgeführt wurde. Der Pollen ist hier mehr oder weniger linsenförmig, an den Breitseiten mit je einer Pore in der Mitte und einem breiten, die stumpfe Kante umziehenden Band, das sich meist durch alleinige oder aber dichtere Bestachelung schon äußerlich scharf abhebt. Wenn sich der Pollen der Kugelform nähert, so wird häufig das Band undeutlich, wie wir dies innerhalb der Gattung *Habracanthus* verfolgen können.

Die im Vorhergehenden kurz skizzierten Pollenformen werden in ihren weiteren Einzelheiten noch bei der Charakteristik der Gattungen zu behandeln sein, hier genügt es, eine Definition der Namen zu geben.

Von besonderem Interesse ist es, einmal die Frage aufzuwerfen, welche Bedeutung die Sculptur der Pollenkörner haben könnte. Wenn dieselbe nicht besonderen Zwecken diene, so wäre kaum einzusehen, weshalb sie gerade in der Form, wie wir sie jetzt vor uns haben, existiert und nicht in beliebig anderer.

Wir gehen wohl nicht fehl, wenn wir sie mit der Übertragung des Pollens durch die Insecten in Verbindung bringen. Während die windblütigen Pflanzen glatten Pollen besitzen, ist derjenige der insectenblütigen mit mannigfachen Vorsprüngen und Einbuchtungen besetzt, ohne dass aber dabei die glatte Form ganz ausgeschlossen ist. Die Familie der Acanthaceen ist nun durchgängig der Befruchtung durch Insecten angepasst; die complicierte Form der Krone, deren Unterlippe häufig mit Querrunzeln oder farbigen Längsstreifen besetzt ist, die häufig zu beobachtende Proterandrie

würden allein schon die Acanthaceen als insectenblütige Pflanzen charakterisieren. Dazu kommt nun noch ausnahmslos das Vorhandensein eines mehr oder weniger deutlichen Discus als nectarabsondernden Organes. Derselbe umgibt in den meisten Fällen als niedriger Ring den Fruchtknoten oder stellt ein schüsselförmiges, häufig etwas lappiges Gebilde dar. Bei *Acanthus* und wohl noch anderen Acantheen ist er nur an der hinteren Hälfte der Blüte als dicker Wulst ausgebildet. Bei *Thunbergia reticulata* konnte ich auch einen weißlichen Drüsenring zwischen Kelch und Bracteolen beobachten; ob hier Honig ausgeschieden wird, gelang mir aber nicht zu constatieren.

Gewiss kann bei der Übertragung durch Insecten die Sculptur des Pollens nicht ganz gleichgültig sein. An Insecten mit unbehaarten Füßen oder Leibe werden Körner von bestimmter Oberflächenausbildung leichter haften, als an völlig behaarten Arten. Es würde sich also daraus der Schluss ergeben, dass die Pollenkörner nur an die zur Befruchtung am geeignetsten erscheinenden Blütenbesucher angepasst sind. Leider sind biologische Beobachtungen mit dieser specialisierten Fragestellung bisher noch nicht angestellt, so dass ich mich jeglichen Urteils über den Zusammenhang dieser beiden Factoren enthalten muss.

Wenn schon die Beantwortung dieser ersten Frage noch völlig in Dunkel gehüllt ist, so erscheint dies noch viel mehr der Fall mit derjenigen nach dem Zusammenhang der Sculptur und der Phylogenese der Acanthaceen. Wir tapen hier schon darüber vollständig im Ungewissen, ob die complicierteren Körner als Fortbildung der einfachen, oder die einfachen als Reduction der complicierten aufzufassen seien. Wenn es richtig ist, dass die Formen mit weniger Ovula und mit weniger Staubgefäßen bei den Acanthaceen die höher stehenden sind, so müssen wir uns für die erstere Beantwortung der Frage entscheiden, denn in der That zeigen die Typen mit vieleiigem Ovar und einer größeren Zahl von Staubgefäßen als zwei die relativ einfachere Structur. Dann würden sich als Grundformen der Acanthaceenpollenkörner einmal der einfache glatte Pollen mit wenigen Poren und der Stachelpollen mit verschiedener Zahl der Poren ergeben. Allerdings ist das Auftreten dieser Grundformen ein sehr zerstreutes; wir finden sie in allen Abteilungen und könnten eine Erklärung dafür nur darin suchen, dass gewisse Gattungen bei der ursprünglich den Urahnen der Familie eigenen Pollenform beharrten.

Es ist gewiss ein wichtiger Fingerzeig für die hohe phylogenetische Bedeutung des Pollens bei unserer Familie, dass die einzelnen Abteilungen sich meistens durch eine einheitliche Form auszeichnen, die entweder in der Familie gar nicht wieder oder nur in der nächststehenden Gruppe zu finden ist. Es dürfte deshalb geboten erscheinen, mit einigen Worten darauf einzugehen, wie ich mir das Verwandtschaftsverhältnis der einzelnen Gruppen unter sich zurechtgelegt habe. Diese Betrachtung sei zugleich

das plötzliche Auftreten von glattem und Stachelpollen zu Stande kommen, absehen, so zeigen die durch Rippenpollen ausgezeichneten 5 Tribus doch noch Verschiedenheiten genug, um auch hier fast augenblicklich bloß nach der Pollenform die Hauptgruppe angeben zu können. Es ist in erster Linie zu bemerken, dass die Rippen des Pollens allmählich bei den höheren Abteilungen regelmäßiger und in ihrer Zahl begrenzter werden und dass die Form des Kornes von der mehr linsenförmigen in die kugelige und endlich ellipsoidische übergeht.

Betrachten wir nun die für die einzelnen Tribus bezeichnenden Formen näher.

Tribus I. Trichanthereae. Der Pollen ist hier etwas linsenförmig mit stumpfer Ringkante. Um die Kante ziehen sich 3—4 Parallelrippen. Nach den flachen Seiten hin schließen sich weitere, erst beinahe in Kreisen, dann in immer langgezogenen Ellipsen die Fläche umziehende Rippen an, bis in der Mitte zwischen 2 Rippen der Keimporus jederseits liegt. Indessen sind diese Systeme auf den beiden Seiten nicht parallel, sondern schneiden sich rechtwinklig; deshalb sieht man auch bei der Kantenansicht (Fig. 8 *b, c*; Fig. 4 *F*) auf der einen Seite die Rippen parallel mit den Kantenrippen laufen, auf der anderen sich aber rechtwinklig ansetzen. Manchmal verzweigen sich auch die Rippen, oder die Ellipsen sind nicht völlig geschlossen, ohne dass das Gesamtbild dadurch verändert würde. Auf den Rippen sind zierliche Vertiefungen zu sehen. Bei den von mir untersuchten Körnern habe ich immer nur 2 Keimporen in der Mitte der Seitenflächen gesehen. Doch mag es, wie RADLKOFFER angiebt (l. c. p. 280), öfter vorkommen, dass noch einige Poren, welche dann am Rande liegen würden, sich finden. Jedenfalls ist der Pollen der Trichanthereen so charakteristisch, dass er auf den ersten Blick die Stellung der Pflanze anzeigt, zumal etwas ähnliches in der ganzen Familie nicht zu finden ist.

Tribus II. Louteridieae. Diese kleine, nur eine einzige Gattung mit einer Art umfassende Tribus hat Rippenpollen mit vielen Poren. Die Größe der Pollenkörner ist eine außerordentliche, im Durchschnitt 450—480 μ im Durchmesser; ähnliche Größenverhältnisse habe ich in der Familie nicht beobachten können, denn der Pollen der *Thunbergia*-Arten, der mit zu den größten zählt, ist nur etwa bis 400 μ im Durchmesser. Wenn sonst Stachelpollen auftritt, so ist die Zahl der Poren meist eine beschränkte (Fig. 2 *A*).

Tribus III. Hygrophileae und Tribus V. Strobilantheae. Der Pollen dieser beiden Tribus zeigt so gemeinsames, dass er füglich hier zusammen abgehandelt werden kann. Bei beiden ist echter Rippenpollen vorhanden, der indessen bei den Hygrophileen mehr kugelige, bei den Strobilantheen mehr ellipsoidische Form besitzt. Die Zahl der Rippen ist entweder eine ziemlich große (12—15) oder geht bis auf 9 herab, ohne dass sich dieses Merkmal gerade in hervorragender Weise für die Charakteri-

sierung der Gattungen verwenden ließe. Das ist auch natürlich, da ja die Größe der Körner eine ziemlich wechselnde ist, und die Rippen bei ungefähr gleicher Breite dicht zusammenstehen. In vielen Fällen sind die Rippen glatt, häufig aber, und dies ist namentlich bei der großen Gattung *Strobilanthes* der Fall, mit größeren Vertiefungen oder zierlichen punktförmigen Grübchen, welche größere Vertiefungen umgeben, oder endlich auch mit kleinen Höckerchen und Grübchen besetzt. Wichtiger als diese Sculptur der Rippen ist die Lage der Keimporen, die sich aber wohl kaum für eine schärfere Umgrenzung der beiden Tribus verwerten lässt. Ihre Zahl beträgt immer 3, meistens liegen sie in den Vertiefungen zwischen den Rippen in gleichen Abständen im Äquator des Kornes, doch eben so oft auch auf den Rippen selbst, die an dieser Stelle dann etwas verbreitert sind. Indessen ist in diesem Falle, zum Unterschied vom Pollen der folgenden Abteilung, der Porus niemals von einem Ringwall umgeben, sondern die Rippe ist auch an diesen Stellen von genau derselben Dicke wie zu beiden Seiten nach den Polen hin.

Tribus IV. *Petalidieae*. Endlich bleibt noch der Pollen dieser Abteilung, der ebenfalls etwas modificierter Rippenpollen ist, zu besprechen übrig. Während beim typischen Rippenpollen die Rippen alle gleich breit sind und in den Polen nur an einem Punkte zusammenhängen, zeigen sich hier die Rippen von verschiedener Breite und die Spalten zwischen ihnen sind nicht gleich lang (Fig. 43, Fig. 4 G). Gewöhnlich ist der Pollen ellipsoidisch und ein wenig dreikantig. Die Breitseiten werden von 3 breiteren, mit Grübchen versehenen Rippen eingenommen, welche durch kürzere Spalten von 2 schmalen Rippen getrennt werden. Endlich liegt auf den Kanten je eine etwas breitere Rippe als diese, die beiderseits von bis zu den Polen reichenden Spalten umgeben wird. Auf diesen Kantenrippen liegen in der Mitte die Keimporen. Dieselben sind von einem Ringwall umgeben, welcher bei der Vergrößerung (330), die ich ausschließlich anwandte, nach dem Porus hinuntergehende, radiale Rillen zeigte. Zu beiden Seiten des Ringwalles nach den Polen hin zeigen dann die Rippen noch eine Erhöhung, welche ebenfalls kleine Rillen aufweist. Diese Pollenform ist außerordentlich charakteristisch für diese Abteilung und sonst nirgends bei den *Acanthaceen* anzutreffen.

Die beiden letzten Tribus der *Contortae* zeigen wieder gemeinsame Pollenform, nämlich Wabenpollen. Dieser ist bei

Tribus VI. *Ruellieae* immer rund (excl. *Lankesteria*), bei

Tribus VII. *Barlerieae* meist ellipsoidisch mit flügelartigen Anhängen. Die Hauptunterschiede beider liegen nicht eigentlich in der Pollenform, sondern, wie schon oben angedeutet, in der Deckung der Kronzipfel. Die 3 Poren liegen meist in kleinen Längsspalten. Gewöhnlich ist die Wabenstruktur sehr deutlich; die Membranleisten, die sich in Form von mehr oder weniger regelmäßigen Sechsecken oder Fünfecken zusammen-

fügen, sind immer in den Eckpunkten des Polygons durch dickere, das Licht stärker brechende Cellulosebalken gestützt. Gewöhnlich zeigt dann die Wabenmembran oben zwischen diesen Balken eine seichte Ausbuchtung, die so weit gehen kann, dass die Balken als Spitzchen in den Eckpunkten hervortreten. Häufig sind zur Aussteifung noch weitere Balken in den Membranen angebracht, die ebenfalls als Spitzen hervortreten können. Wenn auch dies noch der Fall ist, so entsteht, namentlich zum Rande hin, ein etwas compliciertes Bild, das für den Anfänger etwas verwirrendes hat. Nach den Spalten zu, in denen die Poren liegen, sind die Waben ungeschlossen und die Leisten verlaufen nach der Vertiefung hin, hier aber meistens ganz scharf begrenzt endigend. Bei den Barlerieen ist das Bild insofern etwas anders, als hier die mehr ellipsoidischen Körner mit 3 flügelartigen Fortsätzen versehen sind, die farblos erscheinen und von denen sich der dunkler gefärbte Kern des Pollenkornes scharf absetzt. Die Flügel sind natürlich ebenso wie die kugligen Körner mit Waben besetzt. Nun sind nicht bei allen Gattungen die Körner von genau der beschriebenen Beschaffenheit. So liegen bei *Crabbea* und vielen *Ruellia*-Arten die Poren nicht in Spalten (Fig. 24, 28). Bei *Lepidagathis* reichen die Spalten fast bis zu den Polen und die Exine ist von Höckerchen besetzt, welche sich in Form von Wabenleisten anordnen. Wir können uns also vorstellen, dass die Membranleisten verschwinden und nur die aussteifenden Cellulosebalken übrig bleiben; wir würden dann ein Bild erhalten, das etwa dieser Pollenform entspricht (Fig. 32).

Wir sehen also, dass die Abteilung der *Contortae* sich nicht gerade durch Reichtum an specifischen Pollenformen auszeichnet; eigentlich sind nur zwei Typen, der Rippen- und Wabenpollen anzutreffen, aber diese sind um so bemerkenswerter, weil wir es in der nächsten Reihe mit ganz anderen Formen zu thun haben.

Die 9 Tribus der *Imbricatae* sind durch specifische Pollenformen fast noch schärfer umgrenzt, als die der *Contortae*. Jetzt, wo der Pollen als Hilfsmittel bei der Beschreibung der Acanthaceen eine wichtige Stellung einnimmt, lassen sich die Unterschiede der einzelnen Tribus viel schärfer fassen und vor allem die große Gruppe der *Eujusticieae* BENTHAM's wieder in mehrere zerspalten. Meine Tribus decken sich deshalb mit denen von BENTHAM durchaus nicht, wie später aus der Gattungsübersicht hervorgehen wird. Neben den Merkmalen des Pollens sind die Zahl der Staubblätter, der Ovula sehr wichtig, auch scheint der geographischen Verbreitung hier ein größeres Gewicht beizumessen zu sein, als man gewöhnlich annimmt. Namentlich die kleineren Tribus sind immer nur auf ein bestimmtes geographisches Areal beschränkt, während bei den großen Gruppen der Odononemeen und Justicieen dieses Moment von geringerer Bedeutung ist.

Durch Spaltenpollen sind 2 Tribus, durch Rahmen- und Spangepollen

ebenfalls 2, durch Dauben-, Stachel- (resp. Gürtel-) und Knötchenpollen je eine Tribus ausgezeichnet.

Tribus I. *Acantheae* und Tribus II. *Aphelandreae* haben typischen Spaltenpollen (Fig. 34—43). Die Körner sind ellipsoidisch, meist mit Grübchen versehen und durch 3, fast bis zu den Polen reichenden Spalten ausgezeichnet; Poren sind auf dem Grunde der Spalten nicht zu sehen, sondern es wird jedenfalls der Keimschlauch an beliebiger Stelle der Spalte oder auf ihrer ganzen Länge durchbrechen. Die Unterschiede der beiden Tribus liegen in der Blumenkrone, die bei den Acantheen ohne, bei den Aphelandreen mit Oberlippe ist.

Tribus III. *Andrographideae* zeichnet sich durch eine Modification des Spaltenpollens, den Daubenpollen, aus. In die 3 breiten Spalten schieben sich längliche, spitze, ebenfalls mit Grübchen versehene Exinestücke ein, auf welchen je ein Porus liegt (Fig. 47, 48).

Tribus IV. *Asystasieae* und Tribus V. *Graphoptylleae* besitzen Rahmenpollen, erstere Tribus hat zum Unterschied von letzterer 4 Staubblätter. Den Rahmenpollen kann man als ein Mittelding zwischen Dauben- und Spangpollen auffassen, da sich beide Formen durch geringe Umänderungen aus ihm ergeben. Die gewöhnliche Sculptur der Oberfläche ist auch hier die grubige.

Tribus VI. *Pseuderanthemeae* zeichnet sich durch eine Art Spangpollen aus, nur sind die Spangen sehr breit und die Spalten sehr schmal. Dies ist die Form bei *Pseuderanthemum*. Die Gattung *Codonacanthus* zeigt kugligen Pollen mit 3 sehr kurzen, äquatorialen Spalten, in denen die 3 großen Poren liegen, welche die Spalten ganz einnehmen. Infolge dessen sind die Spalten auch nicht recht deutlich und machen bei oberflächlicher Beobachtung den Eindruck gewöhnlicher Poren.

Tribus VII. *Odontonemeae*. Mit dieser Tribus beginnt der Formenreichtum der Acanthaceen geradezu erdrückend zu werden. Die Gattungen unterscheiden sich nur durch minimale Merkmale, und man kann daher fast sagen, dass von dieser Gruppe an die Arten sich leichter bestimmen lassen als die Gattungen. Jedenfalls tritt uns im Spangpollen eine Form entgegen, welche sich als ebenso zweckmäßig für die Familie erweist, wie bei den *Contortae* Rippen- und Wabenpollen. Die Exine ist meistens grubig, seltener sind einzelne größere Gruben von kleinen Höckerchen umgeben, so dass ein ähnliches Bild wie bei *Lepidagathis* entsteht (Fig. 57) Die Anzahl der Poren ist fast immer 3, höchst selten (*Rungia*-Arten) mit nur 2; sie liegen stets äquatorial in den Spalten.

Tribus VIII. *Isoglosseae*. Diese Gruppe, welche meist aus Gattungen der *Euphorbiaceae* BENTHAM's gebildet ist, scheint mir eine ganz gut charakterisierte zu sein. Wie sich auf Grund nur äußerer Blütenmerkmale keine einzige Gruppe der Acanthaceen scharf von den übrigen trennen lässt, so zeigen in Bezug auf Blütenbau die Isoglosseae Anklänge und Übergänge zu

den Eujusticieen und Odontonemeen. Trotzdem also trenne ich, nur auf das Merkmal des Pollens gestützt, diese Gruppe ab; dafür spricht vor allen Dingen der durchaus gleiche Habitus, der allen Vertretern der *Porphyrocominae* und *Isoglossinae* unter sich eigen ist. Die Untertribus der *Porphyrocominae* besitzt meist Stachelpollen, der aber ellipsoidisch mit 3—4 Poren ist. Etwas ganz merkwürdiges bietet der Pollen von *Porphyrocoma*, dessen Exine in eng aneinander schließende Sechsecke gespalten erscheint. Der Pollen sieht wie facettiert aus und mit dem Namen »facettierter Pollen« will ich deshalb diese Form bezeichnen. Die Poren liegen äquatorial, meist in der Anzahl von 4—8 (Fig. 2M).

Die *Isoglossinae* zeigen nun den typischen Gürtelpollen. Indessen ist der Gürtel, der die Pole verbindet, nicht mit immer gleicher Deutlichkeit vorhanden. So sehen wir bei *Habracanthus*, dass die eine Art *H. sanguineus* einen deutlichen Gürtel besitzt, während die zweite Art *H. haematodes* fast keine Spur davon zeigt. Und dies ist auch ganz verständlich, da die Pollenkörner hier nicht die flach-linsenförmige Gestalt zeigen, wie sie die mit typischem Gürtelpollen versehenen Gattungen aufweisen, sondern eine mehr kuglige. Gewöhnlich ist die Gürtelpartie schon durch die Sculptur scharf von den Breitseiten, welche in der Mitte je einen Porus tragen, verschieden. Zwischen der gleichmäßigen Bestachelung nämlich, welche die Oberfläche überzieht, schiebt sich auf dem Gürtel ein System von sehr feinen, dichten Stachelchen ein, oder die Breitseiten sind dicht bestachelt, der Gürtel dagegen fast glatt.

Tribus IX. Justicieae. In dieser letzten Tribus der Acanthaceen zeigt sich noch einmal die erstaunliche Mannigfaltigkeit der Formen, welche die Familie zu einer so schwierigen in systematischer Hinsicht macht. Doch giebt auch hier der Pollen gute Fingerzeige, um wenigstens Gattungsgruppen zu bestimmen. Der Pollen ist hier Knötchenpollen. Die mehr oder weniger breiten glatten, vielleicht auch etwas verdünnten Stücke der Exine tragen in der Mitte, im Äquator des Kornes, den Porus. Meist beträgt die Zahl der Poren 3, in welchem Falle das Korn dann ellipsoidisch, meist etwas dreikantig mit den Poren auf den Flächen ist. Sind nur 2 Poren da, so ist das Korn flach, in der Aufsicht oval und in der Mitte häufig noch etwas eingeschnürt, und zwar der Innenraum etwas stärker, weil die Exine dann im Äquator des Kornes dicker ist; die Grübchen, welche sich fast immer deutlich ausgebildet vorfinden, erscheinen am Rand als ziemlich lange, die Exine durchsetzende Canäle (Fig. 94). Die glatten Stellen werden nun von 1—3 Höckerreihen jederseits umgeben, 6—8 oder mehr Höcker finden sich gewöhnlich in jeder Reihe. Nach dem Porus zu sind die Höcker scharf begrenzt, meist nicht so nach der anderen Seite. Hier beginnen die Grübchen häufig schon auf oder unmittelbar hinter den Knötchen und machen so die Grenze zwischen Knötchen- und Grübchenzone undeutlich. Überhaupt flachen sich, wenn mehrere Reihen Knötchen vorhanden sind, dieselben

Nelsonioideen nähere Beziehungen zu den Scrophulariaceen zeigen. Jedenfalls möchte ich die *Contortae* etwas näher verwandt den *Nelsonioideae*, als den *Thunbergioideae* und *Imbricatae* halten, denn in den ersteren Gruppen ist die Zahl der Ovula meist eine größere, während sie in den beiden letzten gewöhnlich 2 im Fache beträgt. Auf dem beistehenden Tableau sind deshalb die ersteren beiden Abteilungen als wahrscheinlich gemeinsamen Ursprungs von den übrigen gesondert. Der stärker entwickelte Zweig giebt dann die Abteilungen mit Rippen-, der schwächer entwickelte mit Wabenpollen. Die *Thunbergioideae* weisen wohl sicher auf die Bignoniaceen als wahrscheinlichen Ausgangspunkt, ebenso die *Imbricatae*. Der linke Zweig stellt dann die näher verwandten Gruppen mit Spalten- und Daubenpollen dar, während der rechte den Spangen-, Rahmen- und Knötchenpollen führenden Teil der Familie umfasst. Etwas unsicher in ihrer Verwandtschaft bleiben die Isoglosseae; vielleicht sind sie (ebenso wie der Zweig der Ruellieen) als besondere, den übrigen Gruppen der *Imbricatae* gegenüber tretende Abteilung aufzufassen, da man ihren Pollen als Modification des Stachelpollens ansehen kann. Ob dies aber wirklich der Fall ist, wird sich schwerlich entscheiden lassen.

Jedenfalls geht das eine aus der Structur des Pollens hervor, dass die Abteilungen mit gleichartigen Formen als nahe verwandt aufzufassen sind, wofür auch andere morphologische Gründe sprechen.

II. Spezieller Teil.

Nachdem im allgemeinen Teil die Formen der Pollenkörner und ihr mutmaßlicher Zusammenhang einer nähern Betrachtung unterzogen waren, sollen jetzt die einzelnen Gattungen¹⁾ einer kurzen Besprechung unterworfen werden, woraus zugleich hervorgehen wird, wie die Abgrenzung der Gattungen sich auf Grund des Merkmals gestaltet und die neu zu begründenden Gattungen sich mit Hülfe des Pollens charakterisieren lassen. Wegen Einzelheiten sei auf die Bearbeitung in den »Natürlichen Pflanzenfamilien« verwiesen²⁾.

A. Unterfamilie Nelsonioideae.

Der Pollen ist schon oben (p. 39) genügend charakterisiert. Die Körner sind bei den 3 Gattungen *Nelsonia* R. Br. (Fig. 4 C), *Staurogyne*

1) Um die Beschaffenheit des Pollens festzustellen, habe ich fast alle Arten des hiesigen Museums untersucht.

2) Von den bisher bekannten Gattungen sind mir folgende nicht zugänglich gewesen: *Androcentrum*, *Calacanthus*, *Cystacanthus*, *Diotacanthus*, *Glossochilus*, *Gymnacanthus*, *Lasiocladus*, *Neohallia*, *Neriacanthus*, *Ophiorrhizophyllum*, *Parasystasia*, *Phialacanthus*, *Physacanthus*, *Podorungia*, *Ruelliola*, *Sebastianoschaueria*, *Sphinctacanthus*, *Strobilacanthus*, *Tacoanthus*, *Zygoruella*. Die Gattungen *Razisea*, *Solenoruella*, *Tabascina* haben mir zwar vorgelegen, besaßen aber keine Pollenkörner mehr, so dass von einer

Fig. 81. *Gatesia laetevirens* (Buckl.) A. Gray.
Ob.

» 82. *Fittonia Verschaffeltii* (Lam.) Coem.
S.

» 83. *Synchoriste rufopila* Baill. S.

» 84. *Brachystephanus Lyallii* Nees. a. Ob.
b. S.

» 85. *Herpetacanthus rubiginosus* Nees. S.

» 86. *Strophacanthus collinus* (T. And.)
Lindau. a. S. b. Ob.

» 87. *Hansteinia gracilis* (Nees) Lindau.
a. Ob. b. S.

» 88. *Habracanthus sanguineus* Nees. S.

» 89. *Chlamydacanthus euphorbioides*
Lindau. a. S. b. Ob.

Fig. 90. *Forcipella madagascariensis* Baill.
a. S. b. Ob.

» 91. *Isoglossa prolixa* (Nees) Örst. a. S.
b. Ob.

» 92. *Populina Richardi* Baill. Ob.

» 93. *Anisotes diversifolius* Balf. f. a

» 94. *Justicia procumbens* L. S.

» 95. *J. Gendarussa* L. S.

» 96. *Trichocalyx obovatus* Balf. f.

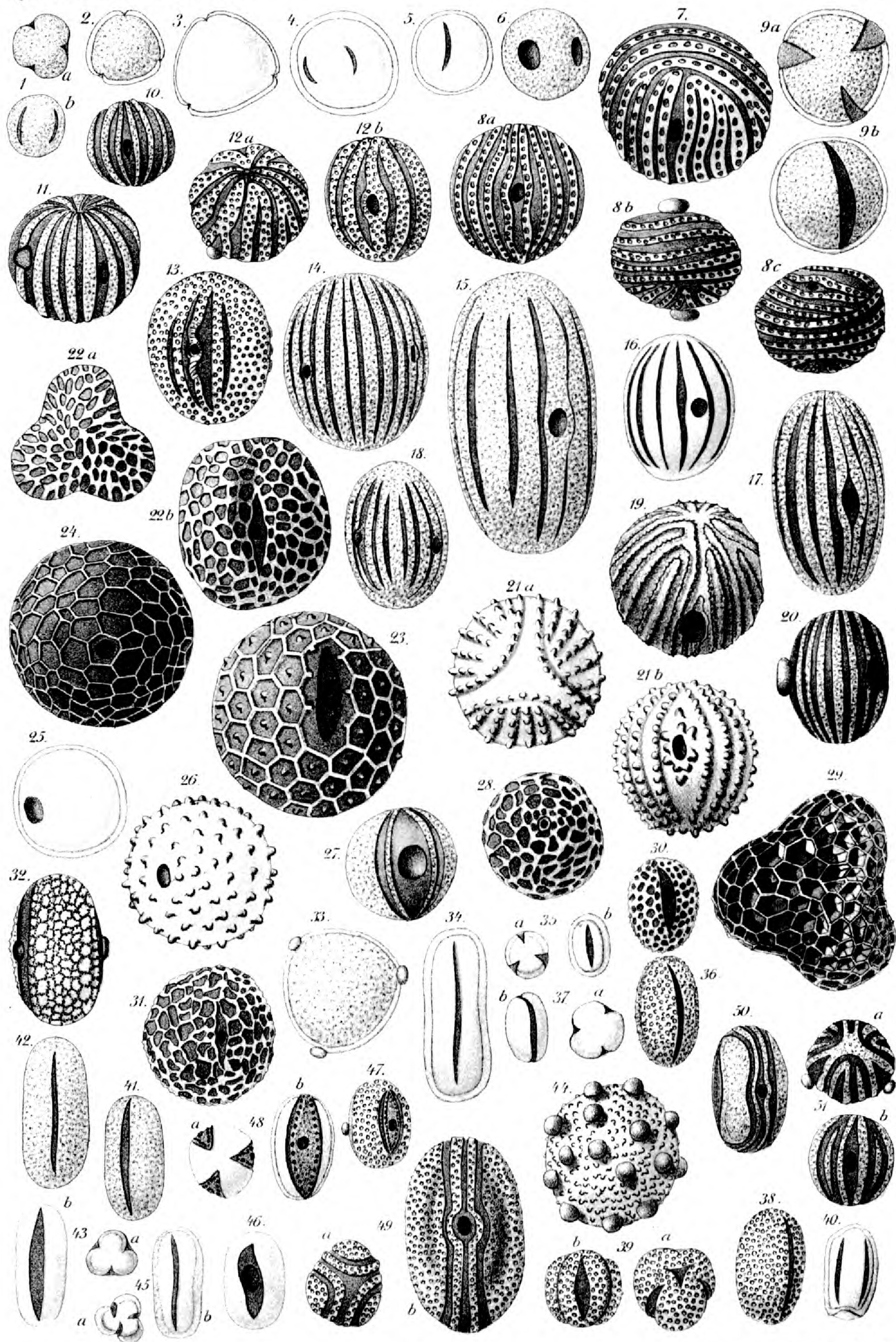
» 97. *Chaetothylax umbrosus* Ne
b. S.

» 98. *Schwabea ciliaris* (L.) Nees. S.

» 99. *Clistax brasiliensis* Mart. S.

» 100. *Beloperone rosea* (Nees) Bth. S.

Königl. Botanisches Museum zu Berlin, im August 1893.

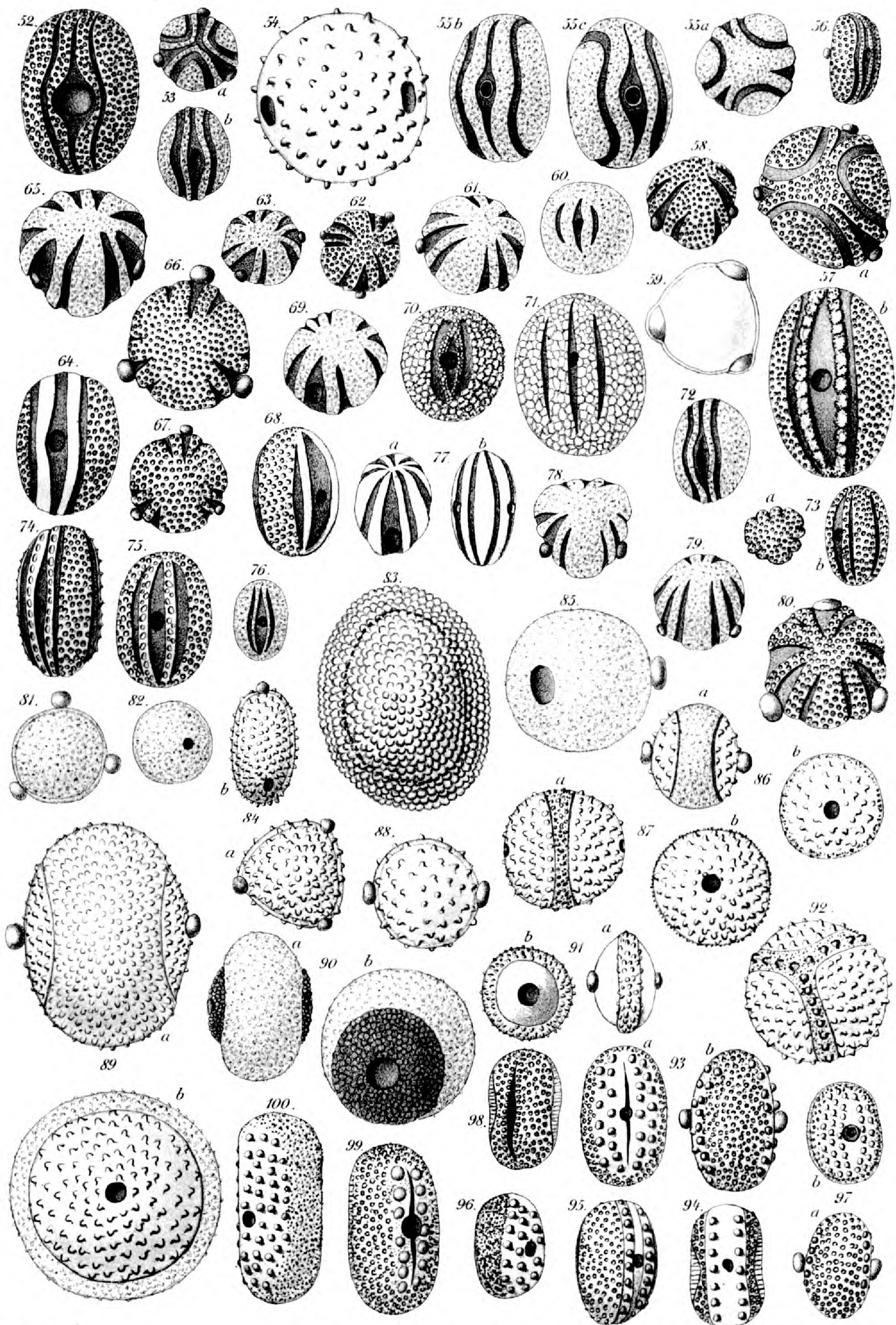


Lindau del.

Pollenkörner der Acanthaceen.

Verlag v. W. Engelmann, Leipzig

Lith. Anst. Julius Klinkhardt, Leipzig.



Lindau del.

Pollenkörner der Acanthaceen.

Verlag v. Wilh. Engelmann, Leipzig.

Lith. Anst. Julius Klinkhardt, Leipzig.